

ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТНОГО СОСТОЯНИЯ РОДИТЕЛЬСКИХ РАСТЕНИЙ НА РАСЩЕПЛЕНИЕ ГИБРИДОВ ГОРОХА

Я. С. Айзенштат

ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОРГАНИЗМОВ И НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ

«... Растение, животное, каждая клетка в каждое мгновение своей жизни тождественны с собою и тем не менее отличаются от самих себя благодаря усвоению и выделению веществ, благодаря дыханию, образованию и отмиранию клеток, благодаря происходящему процессу циркуляции — словом, благодаря сумме непрерывных молекулярных изменений, которые составляют жизнь и общие итоги которых выступают очевидно в виде жизненных фаз: эмбриональная жизнь, юность, половая зрелость, процесс размножения, старость, смерть. Чем больше развивается физиология, тем важнее становится для нее эти непрерывные, бесконечно малые изменения, тем важнее, стало быть, становится для нее также и рассмотрение различия *внутри* тождества...» (Ф. Энгельс. Диалектика природы, ГИЗ, 1950, стр. 168).

На изменчивость растений с возрастом в свое время указывал Ч. Дарвин. Относительное положение цветков на растении он рассматривал как причину, приводящую к важным изменениям. Большое значение возрастному состоянию в отравлении жизненных функций придавал В. О. Ковалевский (1877). Он замечает, что «...плодовитость растений чрезвычайно изменчива в зависимости от возраста растения, его здравности, качества почвы, количества влаги...»

Дальнейшие наблюдения показали, что возрастное состояние родительских организмов сказывается на характере полового процесса. В ботанической литературе приводятся данные, говорящие о влиянии возраста растений на степень фертильности (Andronescu, 1915; Anthouy a. Harlan, 1920; Харечко-Савицкая, 1930; Гулканян, 1951), на оплодотворяющую способность (Овчинников и Гуляева, 1952) и т. д. Приводится много данных, свидетельствующих о влиянии возрастных изменений на генетическую конституцию: частоту кроссинговера, частоту мутаций и т. д. (Bridges, 1915; Green, 1935; Plitoyer, 1940; Brown a. Hannan, 1952; Bateman, 1955 и др.).

Вполне закономерно полагать, что возрастные изменения родительских растений будут сказываться и на поведении потомства. Наблюдения это подтверждают. Многочисленная литература свидетельствует о необходимости учета возрастного состояния родителей в разведении и селекции сельскохозяйственных животных: в зависимости от возраста скрещиваемых животных изменяется соотношение полов, плодовитость,

¹ Относительное положение цветков связано с возрастным состоянием растения.

продолжительность жизни и другие свойства потомства (Lawrence, 1941; Кушнер, 1946; Витт, 1949; Lansing, 1954; Matheg, 1957 и др.). Приводятся данные, показывающие влияние возраста родителей на пенетрантность и экспрессивность признаков в потомстве (Hauschka и Brown, 1954; Hansen, 1956). Интересно, что сходные явления, при разных объяснениях, отмечаются представителями разных направлений в генетике.

Данные о влиянии возраста родителей на пол и некоторые особенности потомства приводятся также и в медицинской литературе (Nowitski, 1953 и др.). Об этом же говорит большая практика конезаводчиков, собаководов, специалистов по племенному овцеводству, особенно каракулеводству. Достаточно убедительно это и по отношению к многолетним растениям.

И. В. Мичурин многими работами на древесных и кустарниковых породах показал, что растения в разном возрасте с неодинаковой силой передают свои свойства потомству. Для того чтобы при гибридизации позднее передать свойства материнского производителя, он рекомендует брать для скрещивания не на взрослом, окрепшем растении, а для ослабления материнского влияния — впервые цветущие растения, еще не получившие достаточной устойчивости. Так, при опылении местных роз пыльцой Кандиды Синапа и других масличных роз, с тем чтобы полнее передать свойства сеянского растения, Мичурин берет впервые цветущие материнские растения. При скрещивании Бере Диль с уссурийской грушей, стремясь передать культурные свойства Бере Диль, он берет уссурийскую грушу в молодом возрасте. При скрещивании Кандиды Синапа с сеянцем Садовой китайки в роли материнского растения им было взято молодое деревцо Садовой китайки при первом цветении.

Неоднократно возвращаясь к роли возраста растений в наследственной передаче, Мичурин писал: «...кроме того, повторяю, сила наследственной передачи свойств и признаков зависит и от возраста растений, и состояния их здоровья. Так чем растение более возмужало в своем сложении и дольше просуществовало в таком положении (за исключением древнего состояния от старости) и чем оно сильнее по здоровью, тем оно сильнее передает свои признаки потомству, и, наоборот, молодые растения при первом их цветении или ослабленные болезнями и недостатком питания особи менее всех способны к наследственной передаче своих свойств потомству» (Мичурин, т. 1, стр. 418).

Таким образом, зависимость поведения потомства от возрастного состояния родителей имеет характер широкой биологической закономерности. Трудно представить, чтобы однолетние травянистые растения были исключением.

Изменения в онтогенезе однолетних растений отмечаются многочисленными работами. С возрастом растения изменяется характер фотосинтеза (Чайлахян, 1933), строение (проницаемость и вязкость) протоплазмы (Максимов и Можасева, 1944), изменяется содержание хлорофилла, витаминов, каротиноидов, дубильных веществ (Курсанов и Крюкова, 1941). Неодинаковы в разном возрасте растения ферментативная деятельность (Курсанов и Брюшкова, 1940), окислительно-восстановительные и другие процессы (Гупало, 1957), осмотическое давление (Заленский, 1911) и, наконец, анатомическое и морфологическое строение (Заленский, 1911; Кренке, 1940).

По мере «старения» растений повышается термический коэффициент ферментативных реакций, снижается энергетический уровень организма, изменяется характер белкового обмена и т. д. (Благовещенский, 1950; Медведев, 1953). Об изменении характера физиологических

(биохимических) процессов у однолетних растений с возрастом говорят работы В. О. Казаряна (1952), Л. Г. Добрунова (1956), М. Х. Чайлахяна (1954) и др.

Ценные исследования в области возрастной изменчивости растений, на наш взгляд, принадлежат Н. П. Кренке (1940). Представляют интерес работы М. Г. Туманяна (1944), который наблюдал, что у растений с возрастом (в течение вегетации) меняется воспроизводительная способность клеток, тканей и целых органов. Особенно, по мнению автора, выражена ярусная изменчивость у растений с длинным периодом вегетации, ее можно наблюдать по морфологическим, физиологическим и другим признакам. Такие изменения Туманян считает адекватным приспособлением растений к меняющимся в течение вегетации температурным, погодным и другим условиям.

С возрастом растения изменяется его регенерационная способность. В разном возрасте растения образуют семена с неодинаковыми свойствами (Овчинников и Николаева, 1957; Coffins и Sartre, 1959). О различии семян, образованных в разных частях куста у табака, сообщает в свое время писали М. В. Рылов (1944) и Д. Гуревич (1946). Эти авторы исследовали предположение о том, что в процессе жизнедеятельности кустов табака свойства материнских растений и, следовательно, семян, наследственно отличаются. Семена, полученные с разных частей куста, различаются по различным признакам: по уровню гетерозиса, скорости роста, морфологии и др. (Гуревич, 1946). Действие отдаленности в отношении материнских растений на качество семян исследовал Н. Н. Тимофеев (1949). Различия в свойствах семян, полученных с разных сроков образования отмечали Л. А. Бредено (1936) у моркови и Детжен и Филипп (Detjen и Philipp, 1943) у капусты.

Наблюдаются различия и в потомстве. Например, Н. Д. Мухин (1911) отмечал различие продуктивности потомства сестер разных частей куста. Н. П. Голубинский (1948) исследовал неодинаковую плодовитость потомства семян томатов разных кистей. Х. Даскалов (1955) наблюдал неодинаковый эффект гетерозиса в потомстве семян плодов разных кистей: наибольший — у растений, выращенных из семян первых трех кистей и наименьший — в потомстве семян VI—VII кистей.

Различные характера поведения потомства семян разных сроков образования рядом исследователей использовались в селекционных и семеноводческих целях. В. П. Чирковский (1952) вел селекцию табака на холодостойкость и сокращение длины вегетационного периода путем отбора семян периферийных коробочек. Н. П. Николаенко (1951) посевом семян различных сроков образования улучшил декоративные свойства космеи. Н. Н. Глушенко (1953) изменил породные свойства тмина.

Свойство культурных растений давать неодинаковые по качеству плоды в различном возрастном состоянии находит широкое использование в практике овощеводства. Так, в семеноводстве овощных культур принято отбирать семена: у томатов с плодов 2—3 яруса, у капусты — с главного верхушечного стебля, у свеклы — с основного стебля и первых боковых стеблей, у моркови — с первых зонтиков и т. д.

Таким образом, разнокачественность репродуктивных образований и неодинаковое поведение потомства растений разного возраста довольно ясны. Однако до настоящего времени принято считать, что возрастное состояние родительских растений однолетних культур не сказывается на поведении гибридного потомства. Только небольшое число исследований посвящено выяснению этого вопроса.

Бонд (Bond, 1927) при скрещивании разных сортов гороха получал различную степень доминирования отдельных признаков в зависимости от местоположения цветков на стебле, однако его работа была

выполнена на крайне ограниченном материале, а анализ проведен только на семенах, полученных в год скрещивания. При опылении первых цветков вигны некоторые исследователи (Haigh a. Lochrie, 1929) наблюдали тенденцию увеличения в потомстве рецессивных форм, при опылении последних — доминантных. В. В. Новиков (1945) разбирает характер доминирования и расщепления главным образом в зависимости от места формирования пыльцы. В. О. Гулканян и С. Г. Оганесян (1948) приводят данные, показывающие различное расщепление гибридов пшеницы при опылении цветков разного местоположения; эти исследования представляют интерес, но говорить о влиянии возраста растения здесь можно лишь условно. Следует отметить наблюдения Цедербауэра (Zederbauer, 1917), который скрещивал одновозрастные и разновозрастные растения сортов гороха Чудо Америки (семена зеленые, морщинистые) и Де Грас (семена желтые, гладкие). В случаях, когда брались цветки на растениях одного возраста (синхронные, по терминологии автора), в потомстве доминировали желтые гладкие семена. Когда же брались цветки молодого растения Чудо Америки пыльцой более старых растений сорта Де Грас (гетерохронное скрещивание), то доминировали зеленые морщинистые семена. Любопытно, что Капперт (Kappert, 1922) и Мерман (Meyerman, 1924), ставившие целью в проверенных случаях опровергнуть данные Цедербауэра как не согласующиеся с установленными представлениями, в ряде случаев получили результаты, аналогичные таковым у Цедербауэра. Однако большинство опытов Мермана и Капперта не подтвердило данных Цедербауэра.

Таким образом, имеются отрывочные, довольно противоречивые наблюдения.

Задачей нашего исследования явилось выяснение зависимости силы наследственности и перемены и расщепления от местоположения цветков и возраста материнского растения. Опыты выполнялись в 1949, 1950, 1953 и в последующие годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования служил горох. Семена были получены во Всесоюзном институте растениеводства. В течение всех лет исследования материал проверялся на однородность. Проводились также специальные приемы проверки: анализирующие скрещивания, циклические скрещивания сортов с одноименными доминантными признаками и др.

Схема опыта была следующей: опыление первых цветков (I вариант), опыление цветков среднего яруса (II вариант) и опыление цветков верхнего яруса (III вариант). Все варианты опыления проводились на одних и тех же материнских растениях. За контроль принималось опыление цветков среднего яруса (II вариант). Методика скрещиваний была обычной для горохов. Анализ потомства велся по альтернативным признакам семян (желтые—зеленые, гладкие—морщинистые) и вегетативных органов (растения с усиками — растения без усиков, растения с окрашенными цветками — растения с белыми цветками). Достоверность различий между вариантами устанавливалась с помощью критерия Пирсона—Фишера (метод χ^2).

В скрещиваниях участвовали сорта с семенами желтыми гладкими (Масличный, Виктория Мандорфская), зелеными гладкими (Ранний зеленый, Зеленозерный, Московский), желтыми морщинистыми (Неистощимый, Пионер Англии, Акация), бурыми морщинистыми (Сахарный), темно-зелеными гладкими (Оливковый), а также сорта Линкольн (семена морщинистые), Пилот и Сирия (семена гладкие).

Расщепление семян растений F₂ (Скрещивания 1949 г.)

Таблица 1

Комбинация	Вариант	Число растений	Число семян	Число семян по типам						p	Гладкие Морщин.	χ^2	P
				желтые гладкие	желтые морщин.	зеленые гладкие	зеленые морщин.	желто-зеленые гладкие	желто-зеленые морщин.				
Ранний зеленый X X Акация	I	17	3593	2006	628	617	292	130	—	0.241	1.0	0.001	3.3:1
	II	12	2045	636	197	867	190	150	—	1.171	0.001	5.06	4.3:1
	III	21	3236	1275	513	1175	170	103	—	0.541	0.001	—	3.7:1
Ранний зеленый X X Ненестоимый	I	4	150	81	—	38	—	31	—	2.131	0.05	0.05	150:0
	II	7	1060	583	191	197	41	15	—	3.231	0.001	5.37	8.6:1
	III	16	1347	799	212	272	17	—	—	3.241	0.001	0.80	12:1
Маслиный X Акация	I	3	79	58	21	—	—	—	—	—	—	—	27:1
	II	7	568	431	137	—	—	—	—	—	—	—	3.5:1
	III	12	1635	1234	401	—	—	—	—	—	—	0.052	3.1:1
Пилот X Пионер Анг- лин	I	1	120	91	29	—	—	—	—	0.041	0.001	—	3.1:1
	II	12	907	385	304	—	—	—	—	0.041	0.001	21.78	1.1:1
	III	11	1234	703	210	121	15	81	—	0.041	0.001	8.70	3.8:1
Зеленозерный X Ака- ция	I	6	670	469	91	105	11	13	—	0.041	0.001	—	3.5:1
	II	2	154	88	26	20	—	—	—	0.041	0.001	2.88	1.8:1
	III	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сирив X Акация	I	6	656	472	181	—	—	—	—	0.041	0.001	0.98	2.6:1
	II	6	408	304	164	—	—	—	—	0.041	0.001	—	2.9:1
	III	3	614	398	216	—	—	—	—	0.041	0.001	10.47	1.8:1

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Размер статьи позволяет дать лишь наиболее существенные результаты. Приведем их по годам скрещиваний.

Скрещивания 1949 г. (табл. 1). В четырех комбинациях варианты опыления первых цветков и цветков «старых» растений (верхний ярус) дали в потомстве в сравнении с контролем больше семян отцовского типа.

В комбинации Ранний зеленый \times Акация в I варианте отношение числа семян желтой окраски (отцовский признак) к числу семян зеленой окраски больше чем в 3 раза превышало таковое в контроле, больше в опытном варианте было и семян морщинистой формы. При опылении цветков «старого» растения (III вариант) также было больше морщинистых семян. Обращает внимание отклонение от «теоретически ожидаемого» отношения к контролю. Объясняется это особенностью растений сорта Акация, имеющих слабую силу наследственной передачи. При ослаблении или отсутствии материнских растений возможности как бы уравновесили и распределение входит в «норму». Достаточно наглядно это видно, если при опылении первых цветков в меньшей степени отклонение от нормы наблюдается при опылении цветков «старого» растения. По отношению к материнскому и «старшему» растениям сорта Акация. Можно заметить, что Акация является очень скороспелым сортом и поэтому в большинстве случаев бывает, как правило, более жизнеспособной.

В комбинации Ранний зеленый \times Акация опыление первых цветков дало больше семян морщинистой (отцовской) формы, то же имело место при опылении цветков «старого» растения, но в последнем случае различие с контролем не было достоверно в силу малого числа наблюдений. В комбинации Ранний \times Пионер Англия число семян морщинистой формы (отцовских) при опылении цветков «старого» растения было относительно втрое больше, чем в контроле. Превышает контроль по числу семян морщинистой формы в III вариант комбинации Сахарный \times Акация.

Не выявлено различия между вариантами комбинации Масличный \times Акация. Опытные первые цветки в скрещиваниях Ранний зеленый \times Неустойчивый дали преобладание семян материнского типа. Заметим, что в двух последних случаях родительские формы явно различаются по скороспелости (привитию). В скрещиваниях Масличный \times Акация следует также иметь в виду, что опыление первых цветков Масличного (подного сорта) проводилось пылью в значительной мере «старых» растений сорта Акация.

В скрещиваниях 1950 г. (табл. 2) увеличение числа семян отцовского типа в I и III вариантах имелось в трех комбинациях. В комбинации Оливковый \times Пионер Англия в I варианте в сравнении с контролем было больше семян с формой отцовского сорта (морщинистые) и в III варианте с его окраской и формой. У растений I варианта было относительно больше семян зеленой (промежуточной) окраски.

Отчетливым было различие между вариантами в комбинации Зеленозерный \times Акация. В опытных вариантах (I и III) отношение числа семян отцовского типа к числу семян материнского в 2—3 раза больше такового в контроле по признаку окраски и достоверно превышает число семян контроля по признаку формы.

В комбинации Сахарный \times Московский семена всех вариантов скрещивания имели буро-зеленую окраску и большинство семян было гладкой формы. Следует заметить, что выраженность формы семян в скрещиваниях с сортом Сахарный недостаточно отчетлива и это делает в известной степени условным деление на крайние типы: гладкие и морщини-

Расщепление семян растений F₁ (скрещивания 1950 г.)

Комбинация	Вариант	Число растений	Число семян	Число семян по типам				Желтые Зеленые	χ^2	P	Гладкие Морщин.	χ^2	P
				желтые глад- кие	желтые мор- щин.	зеленые глад- кие	зеленые мор- щин.	желто-зеленые гладкие					
Оливковый × Пионер Англия	I	5	1260	462	205	258	100	128	167	1,9:1	16,23	2:1	33,73
	II	10	3163	1680	512	666	196	275	134	2,5:1	13,09	3,1:1	8,94
	III	11	3093	1650	646	549	186	38	24	3,1:1		2,6:1	
Ранний зеленый × ХАкация	I	18	2210	1135	332	352	118	218	55	3,1:1	0,0074	3,4:1	2,39
	II	10	1899	971	331	303	103	153	38	3,2:1	0,342	3:1	8,94
	III	9	981	569	134	163	45	55	15	3,4:1		4,1:1	
Зеленозерный × Ака- ция	I	9	1412	770	305	123	49	113	46	6,0:1	> 109	2,5:1	7,73
	II	13	1517	627	237	336	61	194	62	2,2:1		3,2:1	
	III	7	671	313	140	74	24	67	23	4,9:1	42,15	2,6:1	4,13
Зеленозерный × Не- истощимый	II	14	2906	1590	532	462	128	176	5	3,6:1	4,85	3,2:1	2,33
	III	8	879	440	162	154	52	83	18	2,0:1		2,8:1	
											0,05 > P > > 0,02		
Сахарный × Москов- ский	I	10	1649	18	32	46	11	Буро- зеленые гладкие	Буро- зелен. морщин.	—	—	8:1	—
	II	12	1593	—	—	—	—	1393	141	—	—	12,3:1	—
	III	5	775	—	—	—	—	1473	120	—	—	10,7:1	—

стые. Но в первом варианте имелись семена чисто отцовского типа (зеленые гладкие) и семена переходных типов: желтые морщинистые, желтые гладкие, зеленые морщинистые и т. д., которых не было в остальных вариантах. Имя в виду большую силу передачи признака окраски сортом Сахарный при обычных скрещиваниях (тем более, что в данном случае он является материнской формой), такое проявление в потомстве признаков семян отцовского типа весьма примечательно.

В комбинации Ранний зеленый \times Акация III вариант дал отклоняющиеся результаты: увеличение числа семян гладкой формы (мать). В комбинации Зеленозерный \times Неистощимый различие между вариантами отсутствовало.

В скрещиваниях 1953 г. были взяты родительские пары, мало различающиеся по скороспелости (Ранний зеленый \times Акация, Зеленозерный \times Акация, Московский \times Акация) и сильно различающиеся по этому признаку (Оливковый \times Пионер Англии, Кармазиновый \times Линкольн, Масличный \times Акация). Промежуточное место может быть отведено комбинации Пилотский \times Зеленозерный.

На основании расщепления семян растений F_1 (табл. 3) довольно ясно видно, что при сборе родительских пар. В комбинации Ранний зеленый \times Акация родительские формы близки по скороспелости, однако в потомстве преобладает число семян окраски отцовской, так же, как и в расщеплении по признаку окраски в комбинации Пилотский \times Зеленозерный, что такое же, как в скрещиваниях 1949 г.

В комбинации Московский \times Акация имела место аналогичная картина, но при этом отношение числа желтых семян было в 1,5 раза больше, чем во II варианте, больше, чем в комбинации Пилотский \times Зеленозерный.

Объяснить отклонение в отношении «вхождения» в теоретическую норму расщепления семян можно только тем, что семена в опытном варианте. В комбинации Оливковый \times Пионер Англии отношение цветков «старого» растения к цветкам «молодого» было 1:1, что указывает на то, что оплодотворение же первых цветков «старого» растения может быть объяснено слабой жизнеспособностью цветков Акация в момент оплодотворения.

В комбинации Пилотский \times Зеленозерный родительские формы различались по скороспелости, но в потомстве не было никакой закономерности. Так, в комбинации Неистощимый \times Зеленозерный потомство от оплодотворения цветков «старого» растения по величине формы семян уклонялось в сторону отцовской наследственности, но по признаку окраски — материнской. Потомство от оплодотворения цветков «старого» растения давало больше морщинистых семян (мать).

Комбинация Оливковый \times Пионер Англии показывала картину, аналогичную скрещиваниям 1950 г.: преобладали семена морщинистой формы (отец) и промежуточной (зеленой) окраски. В комбинации Масличный \times Акация в потомстве оплодотворения цветков «старого» растения преобладали семена материнского типа.

Интересно поведение потомства комбинации Кармазиновый \times Линкольн. Чистовые отношения здесь показывали лишь небольшое (недостовверное) увеличение числа семян отцовского типа в I варианте, но вместе с тем имелись семена желто-зеленые гладкие и желто-зеленые морщинистые (т. е. типа Линкольн), чего не было в остальных вариантах и, как правило, не бывает в подобных скрещиваниях. В потомстве одного из скрещиваний этого варианта наблюдалось явление полной смены доминирования по признакам вегетативных органов. Так, цветки вместо обычно фиолетовых были белыми, отсутствовал характерный фиолетовый налет в пазухах листьев, форма бобов также значительно

Расщепление семян растений F_1

(скрещивания 1953 г.)

Таблица 3

Комбинация	Вариант	Число растений	Число семян	Число семян			
				желтые гладкие	желтые морщинистые	зеленые гладкие	зеленые морщинистые
Зеленозерный × Акация	I	12	291	83	1	168	5
	II	10	320	229	13	44	4
	III	1	35	21	9	5	—
Масличный × Акация	II	31	1972	1560	412	—	—
	III	15	934	771	163	—	—
Неистоцимный × Зеленозерный	I	23	1066	568	281	98	6
	II	30	916	500	166	76	1
	III	25	987	578	108	133	20
Ранний зеленый × Акация	I	15	502	219	52	35	4
	II	31	1192	358	76	115	78
Московский × Акация	I	9	448	274	53	68	23
	II	25	1254	517	135	383	27
Оливковый × Пионер Англич	I	14	819	369	87	205	98
	II	17	1189	652	115	145	23
	III	7	521	255	58	81	8
Кармазиновый × Линкольн	I	6	526	304	108	55	12
	II	37	2742	1668	482	362	98
	III	22	1193	854	149	39	20

по типам		Желтые Зеленые	χ^2	P	Гладкие Морщин.	χ^2	P
желто-зеленые гладкие	желто-зеленые морщинист.						
34	—	1:2,1	100	<0,001	47,5:1	4,53	0,05 > P > >0,02
30	—	5:1	0,126	0,80 > P > >0,70	17,8:1 2,9:1	20,14	<0,01
—	—	6:1	—	—	3,8:1 4,7:1	4,57	0,05 > P > >0,02
97	16	8,2:1	0,152	0,70 > P > >0,50	2,5:1	14,03	<0,01
147 125	26 23	8,7:1 4,5:1	19,65	<0,01	3,7:1 5,5:1	10,32	<0,01
180	12	7,0:1	100	0,001	6,4:1	2,56	0,20 > P > >0,10
219	46	1:1,1	—	—	5,0:1	—	—
26	4	3,6:1	38,75	<0,01	4,6:1	4,71	0,05 > P > >0,02
182	10	1,6:1	—	—	6,3:1	—	—
45 193 83	15 61 33	1,5:1 4,0:1 3,5:1	97,7 3,30	<0,001 0,10 > P > >0,05	3,1:1 5,0:1 4,3:1	18,73 1,23	<0,01 0,30 > P > >0,20
Кармазиновые гладкие	Кармазиновые морщинистые	Желто-зеленые гладкие	Желто-зеленые морщинистые	—	—	—	—
6	—	35	6	—	3,2:1	0,71	0,50 > P > >0,30
129 131	3	—	—	—	3,7:1 6,1:1	27,5	<0,01

уклонилась в сторону таковой у сорта Линкольн. Доминирование отцовских рецессивных признаков, учитывая большую консервативность наследственной передачи сорта Кармазиновый, безусловно заслуживает внимания. Растения, показавшие в F_1 доминирование белой окраски цветков, в следующем поколении дали семена преимущественно желтой окраски, не было семян бурых, крапчатых и других, характерных для скрещиваний с сортом Кармазиновый. Расщепление по типу растений в F_2 также отличалось от обычного. Имелись только растения типа Линкольн и Промежуточный белоцветковый. Не было растений с окрашенными цветками (фиолетовыми, кармазиновыми), преобладающими в подобных скрещиваниях.

По типу растения и признакам вегетативных органов (наличие усиков, окраска цветков) для комбинаций Кармазиновый × Линкольн, Московский × Акация и Масличный × Акация был проведен массовый анализ (высеяно большое число семей). Полученные данные (табл. 4, 5, 6)

согласуются с расщеплением по типу семян растений F_1 . В комбинации Кармазиновый × Линкольн в I варианте было несколько больше растений отцовского типа (как и в F_1 , различие с контролем не было достоверным). В III варианте расщепление входит в норму, хотя по признаку формы семян в F_1 преобладала материнская наследственность. С подобным явлением мы встречались и в дальнейшем, что, видимо, свидетельствует об определенной независимости наследования отдельных признаков.

Заметим, что тенденция отцовской наследственности по признакам вегетативных органов и типу растения проявляется в потомстве в большей степени, чем по признакам семян.

В комбинации Московский × Акация так же, как и в F_1 , наблюдалось вхождение в норму (высота растения, наличие усиков). Значительно больше в I варианте этой комбинации, в сравнении с контролем, было растений типа Акация ($\chi^2 = 13,69$; $P < 0,01$). В комбинации Маслич-

Таблица 4

Расщепление растений F_2 комбинации Кармазиновый \times Линкольн

Типы	Варианты		
	I	II	III
Кармазиновый	33	244	88
Промежуточный с фиолетовыми цветками	128	501	219
Промежуточный с белыми цветками	51	230	63
Линкольн с фиолетовыми цветками	38	146	40
Линкольн с кармазиновыми цветками	4	21	3
Линкольн	27	84	34
Линкольн	1:3,1	1:3,9	1:4,8
Все остальные	2,11		1,95
χ^2	0,20	$P=0,10$	0,20
P			$P=0,10$
Безоцветковые	1:2,6	1:2,9	1:3,6
Окрашенные цветковые	0,77		2,39
χ^2	0,20	$P=0,50$	0,20
P			$P=0,10$

Расщепление растений F_2 комбинации Московский \times Акация

Типы	Варианты	
	I	II
Московский	168	341
Акации высокорослые	56	9
Акации с усиками	51	47
Акации	14	16
Акация	1:1,4	1:2,5
Все остальные	13,69	
χ^2	0,91	
P		
Низкорослые	1:3,4	1:5,6
Высокорослые	13,05	
χ^2	10,01	
P		
Без усиков	1:3,1	1:4,3
С усиками	2,71	
χ^2	0,10	
P		

ный \times Акация, как и в расщеплении семян растений F_1 , различия между вариантами не было.

Таким образом, основной закономерностью является усиление выраженности отцовской наследственности в потомстве опыления первых цветков и цветков «старого» растения. Исключения, на наш взгляд, объяснимы состоянием пыльцы во время опыления. Пыльца более чувствительна к влиянию внешних воздействий, чем женский гаметофит, и неблагоприятная погода (засуха, дожди, пониженная температура) и другие факторы в большей степени сказываются на ее жизнеспособности.

Отклоняющиеся результаты получаются и в случае различия родительских растений по скороспелости. Мы полагаем, что у раннеспелых форм «старение» («старость в себе», по Кренке) наступает раньше.

Таблица 6

Расщепление растений F_2 комбинации Масличный \times Акация

Типы	Варианты	
	II	III
Масличный	175	218
Акация высокорослая	51	59
Акация с усиками	55	55
Акация	11	31
Всё остальное	1:1,5	1:1,5
P	0	
Ранний зелёный	1,0	
Неистоцистый	1:3,4	1:3,2
P	0,16	
Всё остальное	0,70 $P > 0,50$	
Зеленозерный	1:3,7	1:3,0
P	1,25	
Всё остальное	0,30 $P > 0,20$	

В опытах по расщеплению семян высевали материнские растения значительного числа ($25 \times 10 \times 10$ см) и опыляли первые их цветки пылью растений, находящихся в состоянии наиболее мощного развития. Контролем служило скрещивание внутри обычных сроков посева. Первый (рекогносцировочный) опыт был проведен на скрещиваниях Виктория Мандорфская \times Пинкэлла в 1951 г. При одновременном посеве родительских растений в гетерометре доминировали признаки матери (отношение гладких к морщинистым составляло 8,8 : 1 т. е. имела место обычно наблюдаемая картина в пользу скрещивания). При разных же сроках посева соотношение гладких к морщинистым было равно 3 : 1.

Скрещивания 1953 г. (табл. 7) подтвердили результаты первых наблюдений. В скрещиваниях комбинаций, за исключением Виктория Мандорфская \times Оливковый, было больше семян отцовского типа. В комбинации Зеленозерный \times Акация число семян морщинистой формы было относительно в два с лишним раза больше, чем в контроле. В обратной комбинации (Акация \times Зеленозерный), наоборот, было больше гладких семян, т. е. больше семян отцовского типа. В комбинации Ранний зелёный \times Акация семян отцовского типа в опыте относительно втрое больше по признаку обрастания и в два с лишним раза по признаку формы. Достоверное различие между вариантами с преобладанием семян отцовского типа в опыте имелось в комбинации Неистоцистый \times Зеленозерный. В скрещиваниях с Акацией обращает на себя внимание явление «вхождения в норму» в опыте.

В скрещиваниях 1954 г. (табл. 8) участвовало 3 комбинации, две из них (Зеленозерный \times Неистоцистый и Масличный \times Акация) в опыте дали больше семян отцовского типа и одна (Неистоцистый \times Оливковый) — материнского. Семена растений F_1 комбинации Масличный \times Акация были посеяны для анализа по признакам вегетативных органов. Полученные данные представлены в табл. 9. В опыте было значительно больше растений типа Акация и растений без усиков. На различие по признакам вегетативных органов следует обратить внимание. Мы уже замечали, что развитие в сторону отцовской наследственности ха-

Таблица 7

Расщепление семян растений F_1 (скрещивания 1953 г.)

Комбинация	Вариант	Число расте- ний	Число семян	Число семян по типам								χ^2	P	Гладкие Морщин.	χ^2	P
				желтые гладкие	желтые морщин.	зеленые гладкие	зеленые морщин.	желто- зеленые гладкие	желто- зеленые морщин.	Желтые Зеленые						
Неистощимый×Зе- ленозерный	Контроль . . .	23	865	500	121	76	1	147	20	8,1:1	4,67	0,05>P>0,02	5,1:1	4,13	0,05>P>0,02	
	Опыт	19	874	580	93	105	9	75	11	5,9:1			6,7:1			
Зеленозерный×Ака- ция	Контроль . . .	10	319	227	16	45	4	25	2	5,4:1	2,54	0,20>P>0,10	13,5:1	14,53	<0,01	
	Опыт	14	635	429	81	61	12	43	6	6,7:1			5,4:1			
Акация×Зеленозер- ный	Контроль . . .	22	2285	964	340	343	79	260	299	3,2:1	0	1,00	2,2:1	32,81	<0,01	
	Опыт	4	170	102	12	32	5	18	1	3,1:1			8,5:1			
Ранний зеленый× ×Акация	Контроль . . .	31	1192	358	76	415	78	219	46	14:1	97,25	0,001	5,0:1	39,12	<0,01	
	Опыт	9	487	205	119	91	16	44	12	3,0:1			2,3:1			
Виктория Мандорф- ская×Ольдерман	Контроль . . .	10	1163	616	204	224	69	36	14	2,8:1	3,49	0,10>P>0,05	3,0:1	1,22	0,30>P>0,20	
	Опыт	6	186	85	27	47	8	15	4	2:1			3,8:1			

Таблица 8

Расщепление семян растений F_1 (скрещивания 1954 г.)

Комбинация	Вариант	Число растений	Число семян	Число семян по типам								χ^2	P	Гладкие Морщин.	χ^2	P
				желтые гладкие	желтые морщин.	зеленые гладкие	зеленые морщин.	желто- зелен. гладкие	желто- зелен. морщин.	Желтые Зеленые						
Зеленозерный×Не- истощимый	Контроль . . .	15	573	364	77	103	9	14	6	3,0:1	—		5,3:1			
	Опыт	4	263	163	56	39	1	2	1	5,2:1	1,82	0,20>P>0,10	3,5:1	4,71	0,05>P>0,02	
Неистощимый×Олив- ковый	Контроль . . .	18	995	523	165	238	33	24	12	2,5:1	—		3,7:1			
	Опыт	17	1141	652	230	136	61	34	28	4,5:1	27,86	<0,01	2,6:1	13,06	<0,01	
Масличный×Акация	Контроль . . .	23	1615	1253	362	—	—	—	—	—	—		3,5:1			
	Опыт	11	261	182	79	—	—	—	—	—	—		2,3:1	8,04	<0,01	

Таблица 9

Расщепление растений F_2 комбинации Масличный \times Акация

Тип растения	Контроль	Опыт
Масличный	554	88
Акация высокорослая	134	31
Акация с усиками	161	31
Акация	43	16
Растения типа Акация		
Все остальные	1:1,6	1:1,1
Низкорослые		
Высокорослые	1:3,4	1:2,5
Без усиков		
С усиками	1:4	1:2,5

характеризуется именно этими признаками, хотя они и более консервативны.

Следует остановиться на результатах еще одного скрещивания этого года. На растениях сорта Виктория Мандорфская было опылено пылью первых цветков растений сорта Линкольн небольшое число наиболее поздно образовавшихся (самых верхушечных) цветков. От скрещиваний было получено 5 бобов. В потомстве одного из них в F_1 доминировала отцовская рецессивная форма — Линкольн, не расщеплявшаяся в F_2 и в следующих поколениях по типу растения. Вместе с тем эти растения расщеплялись по признакам семян, что исключает объяснение доминирования отца явлением андрогенеза.

В настоящее время мы имеем 6-е поколение таких растений. В F_1 контрольных скрещиваний имелось обычное доминирование: растения были типа Виктория Мандорфская.

Доминирование крайне рецессивного признака — карликовой формы растения — на наш взгляд заслуживает внимания. Интересно, что аналогичные результаты при тех же условиях опыления были получены на томатах. В скрещиваниях комбинации Бизон (рассеченный тип листа) \times Микадо (картофельный тип листа) в F_1 опыта было получено растение с картофельным типом листа, т. е. рецессивной отцовской формы. В скрещиваниях Вишневидный красный (растение нештамбовое) \times Штамбовый карлик (растение штамбовое) в F_1 опыта было 25 штамбовых растений.

Мы обращали внимание на повторяемость результатов в скрещиваниях разных лет. Нам кажется важным это подчеркнуть на нескольких примерах. Комбинация Ранний зеленый \times Акация в потомстве скрещиваний 1949 г. дала расщепление по признаку окраски семян в контроле в отношении 1 желтый : 1,3 зеленых, в опыте — 3,2 : 1; в потомстве скрещиваний 1953 г. соответственно имелось 1,1 : 1 и 3,1 : 1. Совпадающие результаты были получены в скрещиваниях последних лет. Комбинация Ранний зеленый \times Линкольн в потомстве скрещиваний 1957 г. дала расщепление с отношением гладких семян к морщинистым в контроле 3,6 : 1, в опыте 2,8 : 1 (1564 : 440 и 2205 : 789), в потомстве скрещиваний 1958 г. соответственно было 3,7 : 1 и 2,9 : 1. В обоих случаях различие между вариантами было достоверным ($\chi^2 = 11,68$; $P < 0,01$ и $\chi^2 = 7,25$; $P < 0,01$).

Обратим внимание на то, что во всех приведенных случаях отношение контроля отклоняется от теоретически ожидаемого, в опыте же оно совпадает. Это на наш взгляд, генетически интересное явление. Откло-

нения от теоретически ожидаемого представителя классической генетики в известных случаях объясняют влиянием генов-модификаторов, силами сцепления, действием комплементарных, эпистатирующих и других факторов.¹

При таком объяснении наших случаев непонятно, почему контроль, т. е. норма, дает нарушения, в опыте же по существу имеются идеальные отношения. Казалось бы, что в опыте, т. е. патологии, нарушения более вероятны.

Мы объясняем отклоняющиеся отношения в контроле различием физиологического состояния родительских растений в период скрещивания. Игрет роль и неодинаковая сила наследственной передачи растениями разных сортов. Ранний зеленый обладает большей силой наследственной передачи, чем Линкольн и особенно Акация. При опылении же «старых» и очень «молодых» растений материнского сорта возможности как бы уравниваются.

Результаты, аналогичные полученным на горохах, имелись и в скрещиваниях, выполненных на томатах. Спирты первых лет нами сообщались (Айзенштат, 1954). Последующие исследования их подтвердили. Мы уже указывали на доминирование в опыте рецессивного признака «картофельный тип листа». В другом случае комбинация Бизон (растение нештамбовое, красноплодное) × Минчуринский желтый (растение штамбовое, желтоплодное) доминировала рецессивная желтая окраска плода. В потомстве остальных скрещиваний имелось достоверное различие по числу особей доминантного и рецессивного типа, с преобладанием отцовских растений в опыте. Результаты, полученные на томатах, были подтверждены опытами Н. А. Козловой, Е. А. Тарановой и В. Р. Кнеце (1956) в Латвии и профессора Прутеску (Prutescu, 1957) в Румынии.

Таким образом, исследования, проведенные на горохах и томатах, показывают неодинаковое наследование потомством признаков родителей при скрещивании растений в разном возрастном состоянии. В качестве общей выявляется тенденция более полного наследования признаков материнских растений при опылении их в состоянии наиболее мощного развития. Ослаблена сила наследственной передачи материнских свойств, и соответственно усиливается передача отцовских при опылении первых цветков и цветков «стареющего» растения. Те и другие образования являются, как правило, более слабыми, но известные коррективы вносит степень развития (скороспелость) материнского растения и другие факторы.

Степень передачи признаков потомству существенно зависит от общего состояния родительских растений, жизнеспособности пыльцы, погодных условий скрещивания.

Имеют значение сортовые особенности родительских форм. Опыление первых цветков пылью растений, находящихся в состоянии полного цветения, приводит к значительному преобладанию в потомстве отцовских особей, даже в случае, когда они являются рецессивными. Но следует иметь в виду, что у раннеспелых форм первые образования (цветки) могут быть и наиболее сильными. Несомненно, заслуживают внимания факты полной смены доминирования (комбинации Кармазинный × Линкольн, Виктория Мандорфская × Линкольн); они свидетельствуют, на наш взгляд, о глубоких изменениях в характере обмена веществ с возрастом растения.

¹ Так как автор не изучал указанных здесь явлений (сцепление, комплементарность, эпистаз и др.), то в данном случае он без основания делает ссылку на классическую генетику. (Прим. ред.).

ВЫВОДЫ

1. Опыление цветков различных сроков образования приводит к неодинаковой степени передачи признаков материнского растения потомству.

2. Наиболее выражена сила наследственной передачи признаков материнского растения в случаях, когда для опыления берутся цветки, образование которых совпадает с периодом наибольшей жизнеспособности организма.

3. Ослаблена сила наследственной передачи материнского растения при опылении первых цветков и цветков «старого» растения.

4. Значительные изменения в поведении потомства вносит различие в степени развития родителей (опыление первых цветков поздних сроков посева пыльцой растений, находящихся в состоянии наиболее мощного развития).

5. Влияние возраста родителей на поведение потомства нельзя рассматривать независимо от внешних, главным образом погодных условий, особенностей культуры, сорта, общего состояния растений-производителей, жизнеспособности пыльцы и др.

EFFECT OF THE AGE CONDITION OF THE PARENTAL PLANTS ON THE SEGREGATION OF THE HYBRID PROGENY IN THE PEA (*PISUM SATIVUM* L.)

J. S. Eisenstat

It has been shown by many years' studies that the character of segregation of the hybrid progeny depends on the physiological changes in the course of ageing in the parental plants. The pollination of both the earliest and the latest flowers increases the proportion of patroclinous plants in the progeny. The character of the segregation is also considerably influenced by the differences in the vigour of the parental plants.

ЛИТЕРАТУРА

- Айзенштат Я. С. 1954. Вопросы биологии оплодотворения, Л.: 13—40.
Благовещенский А. В. 1950. М.—Л., Изд. АН СССР.
Витт В. О. 1949. Ж. общей биологии, **10**, 3: 161—179.
Глушенко И. Н. 1953. Ж. общей биологии, **14**: 113—130.
Голубинский И. Н. 1948. «Агробриология», **1**: 147—152.
Гулкянн В. О. и С. Г. Оганесян. 1948. Изв. АН АрмССР, **9**, 5: 225—230.
Гулкянн В. О. 1951. Изв. АН АрмССР, сер. биол., **4**, 11: 973—1003.
Гупало П. И. 1957. Бюлл. МОИП, **62**, 5: 77—91.
Даскалов Х. 1955. «Агробриология», **4**: 291—298.
Добрунов Л. Г. 1956. Физиологические изменения в потомстве растений. Алма-Ата, Изд. АН КазахССР.
Еременко Л. А. 1950. «Агробриология», **6**: 123—126.
Заленский В. Р. 1911. Изв. Киевск. политехн. ин-та, **IV**, 1: 3—212.
Казарян В. О. 1952. Стадийность развития и старения однолетних растений. Ереван, Изд. АН АрмССР.
Ковалевский В. О. 1877. Журн. Мин-ва государственных имуществ, **124**: 301—349; **125**: 1—53.
Козлова Н. А., Е. А. Таранова и В. Р. Кисце. 1956. Изв. АН ЛатвССР, **6**: 73—82.
Кренке Н. П. 1940. Теория циклического старения и омоложения растений. М., Сельхозгиз.
Кренке А. Н. и Н. И. Дубровицкая. 1954. Бюлл. Гл. бот. сада, **17**: 69—74.
Курсанов А. Н. и К. Брюшкова. 1940. «Биохимия», **5**, 2: 188—197.
Курсанов А. Н. и Н. Н. Крюкова. 1941. «Биохимия», **6**, 3: 326—334.
Кушнер Х. Ф. 1946. «Агробриология», **5—6**: 122—125.
Максимов А. Н. и А. В. Можяева. 1944. Докл. АН СССР, **42**, 5: 236—240.

- Медведев Т. А. 1953. «Усп. соврем. биол.», 34, 2 (5): 161—178.
- Мичурин И. В. 1948. Соч., 1. М., Сельхозгиз.
- Мухин Н. Д. 1941. «Яровизация», 3 (36): 104—106.
- Николаенко Н. П. 1951. Научн. тр. Акад. комм. хоз., 4: 46—48.
- Новиков В. В. 1945. «Сов. бот.», 13, 5: 21—24.
- Овчинников Н. Н. и Е. М. Гуляева. 1952. Докл. АН СССР, 82, 4: 633—636.
- Овчинников Н. Н. и Н. М. Шиханова. 1957. Докл. АН СССР, 112, 1: 155—158.
- Рудзинский Д. 1910. Ж. опын. агрономин, 11, 1: 76—81.
- Рытов М. В. 1886. «Сельский хозяин», 12: 273—275.
- Тимофеев Н. Н. 1946. Наследование признаков овощных растений в связи с происхождением семян с различных ветвей. Докл. Моск. с.-х. акад. им. Тимирязева, 3: 64—68.
- Туманян М. Г. 1944. Изв. АН АрмССР, 3: 3—15.
- Харечко-Савицкая Е. И. 1930. Тр. Всесоюзн. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л. 1930. II: 539—549.
- Чайлахян М. Х. 1933. Докл. АН СССР, 6: 306—311.
- Чайлахян М. Х. 1954. Ж. общей биологии, 15, 4: 269—287.
- Черномаз П. А. 1938. «Селекция и семеноводство», 5: 20—25.
- Чирковский В. И. 1952. Докл. АН СССР, 85, 1: 225—228.
- Andronescu D. I. 1915. Thesis for degree of Ph. D. University of Illinois: 1—36.
- Anthony S. B. and H. V. Harlan. 1920. J. agric. res., 18, 10: 525—536.
- Bateman A. J. 1955. Heredity, 9, 2: 187—198.
- Bond C. J. 1927. J. genetics. Cambridge, 17, 3: 269—281.
- Bridges C. B. 1915. J. exper. zool., 19, 1—19.
- Brown S. W. and H. Hannan. 1952. Proc. Nat. Acad. sci., 38: 687—693.
- Collins F. S. and S. Z. Cartter. 1956. Arg. j., 48, 5: 216—219.
- Detjen L. K. and W. H. Phillips. 1943. University of Agr. exp. station bull. Delaware, 245: 8.
- Green C. V. 1935. J. genetics, 30, 1: 101—106.
- Haigh J. C. and J. V. Lochrie. 1929. Ann. bot., 43: 783—803.
- Hansen K. 1956. Zs. Tierzücht. u. Zuchtungsbiol., 67, 4: 369—392.
- Hauschka T. S., E. Brown. 1954. Ann. N. J. Acad. sci., 57, 5: 465—475.
- Kappert H. 1922. Biol. Zbl., 42: 223—231.
- Lansing A. I. 1954. Ann. N. J. Acad. sci., 57, 5: 455—464.
- Lawrence P. S. 1941. Quart. rev. biol., 16, 1: 35—79.
- Mather K. 1957. Nature, 174, 4424: 304.
- Moürman O. 1924. Hereditas, 5: 97—128.
- Novitsci E. 1953. Science, 117, 3046: 531—538.
- Plitoyer O. 1940. Zs. ind. Abst. u. Vererbgs., 78, 1: 19—147.
- Prutescu E. 1957. Editura agro-silvica de stat: 147—167.
- Zederbauer E. 1917. Zs. Pflanzenzücht., 5: 257—259.